动 物 学 研 究 2005, Apr. 26 (2): 129 - 135 CN 53 - 1040/Q ISSN 0254 - 5853
Zoological Research

营巢类型、巢捕食和窝卵数对高寒草甸雀形目雏鸟生长期的影响

赵 亮*, 张晓爱
(中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810001)

摘要: 根据1998—2001年高寒草甸10种雀形目鸟类的窝卵数、雏期和巢捕食数据, 以Logistic方程拟合雏鸟生长过程, 并计算出有关生长率参数; 根据营巢类型将10种雀形目鸟划分为开放或半开放类群 (GOB) 和全封闭穴居类群 (HCB) 两类, 将把雏鸟的生长过程划分为3个生长期 (缓增期、快增期和渐增期)。3个生长期占雏期的比例因营巢类型而异, GOB类群: 快增期 > 渐增期 > 缓增期; HCB类群: 渐增期 > 快增期 > 缓增期。分析营巢类型、巢捕食和窝卵数与各生长期之间的关系, 结果表明: 3个生长期的体重积累占离巢时体重的比例因巢型不同而有显著差异; 营巢类型和巢捕食显著影响各生长期占雏期的比例和体重积累占离巢时体重的比例; 窝卵数影响快增期和渐增期长度, 而不影响缓增期长度。快增期体重积累与渐增期的生长率不相关, 但与渐增期长度显著相关。因此, 前期的能量积累不影响后期生长率, 而影响后期生长的长度。该结果进一步印证在晚成鸟中不存在补偿性生长。

关键词: 雀形目; 雏鸟; 生长期; 营巢类型; 巢捕食; 窝卵数
中图分类号: Q959.739 **文献标识码**: A **文章编号**: 0254 - 5853 (2005) 02 - 0129 - 07

Effects of Nest Type, Nest Predation and Clutch Size on Growth Period for Passerine Birds in Alpine Meadow

ZHAO Liang*, ZHANG Xiao-ai
(Northwest Institute of Plateau Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

Abstract: Based on the experiments from 1998 to 2001 in the Haibei Research Station Alpine Meadow Ecosystem, the Chinese Academy of Sciences. Logistic Equations were used to describe the growth process of nestling of ten species Passerine birds for different varieties and several parameters of nestling process were derived from those equations. Basing on growth rule of nestling, we divided the growth process into three growth periods: slight growth period, fast growth period, and slow growth period. The ten species passerine were divided into two groups[ground or shrub, open or semi-open and semi-closing nesting birds (GOB) and hole nesting birds (HCB)]according to the type of nesting. The percentages growth period should vary in the order in GOB: fast growth period > slight growth period > slow growth period; this percentage in the order in HCB: slow growth period > fast growth period > slight growth period. We investigated the effects of nest type, nest predation and clutch size on each growth period. The percentages of each growth period in nestling period varies with nest types. Percentage of growth period and percentage of weight were affected significantly by nest type and predation. The length of fast and slow growth period were affected by clutch size, but the length of slight growth period was not affected by clutch size. The growth rate of slight growth period was not correlated with the accumulated weight of fast growth period but the number of slight growth period was strongly correlated with the accumulated weight of fast growth period. We think that anaphase growth is not affected by prophase energy accumulated, but the length of anaphase is affected by prophase energy accumulated. Our results are consistent with current theory that compensatory growth does not appear to occur in altricial birds.

Key words: Passerine birds; Nestling; Growth period; Nest type; Nest predation; Clutch size

---

收稿日期: 2004 - 08 - 25; 接受日期: 2005 - 01 - 14
基金项目: 国家自然科学自然资助项目 (30400058)
* 通讯作者: E-mail: lzhao@mail.nwipb.ac.cn

鸟类孵化后的生长不仅包括体重的积累，而且包括身体各器官、组织及组成成分（如脂肪、含水量及蛋白质等化学成分）的变化。而这些变化又将决定后代的存活率和寿命，因此，孵化后的生长阶段在鸟类生活史中占据很重要的位置。一般认为从孵化后到离巢是一个相对固定的阶段，然而，大量的文献证明雏鸟的生长和发育是可变的，引起这些变化的主要原因包括栖息地差异（Richner et al, 1989; Deng & Zhang, 1990, 1994）、食物丰富度水平（Cruz & Cruz, 1990）、食物质量（Boag, 1987; Johston, 1993）、寄生虫（Møller, 1990; Clayton & Tompkins, 1995）、气候（Murphy, 1985; Keller & Van Noordwijk, 1994）和异步孵化（Nisbet et al, 1995; Zhao, 2002）。如何解释这些原因，有三种假说：第一种认为出生后各个成分的相对变化与环境因子有关（Lack, 1968; Scott, 1973; Wenschkul & Janckson, 1979; Drent & Daan, 1980; Zhang & Deng, 1991; Deng & Zhang, 1990, 1994; Bosque & Bosque, 1995）；第二类假说认为各个成分的变化与亲鸟繁殖投入水平有关（Willians, 1966; Gacil & Bossort, 1970）；第三假说认为各个成分的变化受雏鸟解剖学和生理学内部制约的限制（Ricklefs, 1969, 1979; Lilia, 1983; Konanzewski, 1988）。由此可以看出，雏鸟的生长发育与其所处的环境因子和亲代投入有关，后二者又与营巢类型、巢捕食和窝卵数相关。已有研究表明，营巢类型与雏鸟被捕食的风险大小（Zhao & Zhang, 2004）、雏鸟生长行为（Deng & Zhang, 1990, 1994）有关；同样，孵化行为、亲代投资和窝卵数的大小也影响雏鸟生长（Zhao et al, 2002b, c, 2003），但其影响因营巢类型不同而不同（Zhao et al, 2002a; Zhang et al, 2003）。

青藏高原环境条件严酷，气候恶劣，太阳辐射强，日温差大，适合于鸟类繁殖的季节短。生活在青藏高原高寒草甸的鸟类面对这样的环境条件，怎样选择？以什么样的方式去适应。这些问题是鸟类生态学家一致关注的理论问题。

本文选择青藏高原高寒草甸地区的10种雀形目鸟类作为研究对象，通过对营巢类型、巢捕食、窝卵数与雏鸟生长之间的关系研究，来阐明高寒草甸雀形目雏鸟的生长特性，探讨雏鸟生长对策，验证生长率假说。

1 方 法

1.1 研究地点

本项研究于1998—2001年在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站（海北站）进行。海北站地处37°37′N，101°19′E，即青藏高原东北隅，祁连山北支冷龙岭东段南麓的大通河河谷地区。站区地形开阔，海拔3 200～3 600 m。该地区具明显的高原大陆性气候，东南季风及西南季风微弱。受高海拔条件制约，气温极低，无明显四季之分，仅有冷暖二季之别，干湿季分明。空气稀薄，大气透明度高。年平均气温为-1.7 ℃，最暖月（7月）平均气温9.8 ℃，最冷月（1月）平均气温-14.8 ℃。年降水量约为580 mm左右，降水主要分布于暖季的5—9月，占年降水量的80%；冷季的10—翌年4月仅占年降水量的20%。相对无霜期约为20 d左右，无绝对无霜期，在最热的7月仍会出现霜冻、结冰、降雪（雨夹雪）等现象。表现出冷季寒冷、干燥、漫长，暖季凉爽、湿润、短暂。

1.2 研究对象

本文选择海北站附近常见的角百灵（*Eremophila alpestris*）、小云雀（*Alauda gulgula*）、鸲岩鹨（*Prunella rubeculoide*）、朱鹀（*Urocynchramus pylzowi*）、黄头鹡鸰（*Motacilla citreda*）、黄嘴朱顶雀（*Acanthis flavirostris*）、赭红尾鸲（*Phoenicurus ochruros*）、褐背拟地鸦（*Pseudopodoces humilis*）、白腰雪雀（*Montifringilla ruficollis*）和棕颈雪雀（*Montifrigilla ruficollis*）10种雀形目鸟类。这些鸟类的窝卵数、雏期、生长率和巢捕食见表1。

1.3 研究方法

根据营巢类型将10种雀形目鸟划分为开放或半开放类群（GOB）和全封闭穴居类群（HCB），其中：开放或半开放类群包括角百灵、小云雀、长嘴百灵、鸲岩鹨、朱鹀、黄头鹡鸰和黄嘴朱顶雀；全封闭类群包括赭红尾鸲、褐背拟地鸦、白腰雪雀和棕颈雪雀。从每年的4月开始，每天寻找鸟巢，标记、测量和称量，其方法见Zhao et al（2002a）。每种雏鸟的生长过程用Logistic方程（1）式模拟，按照Zhao（2002）报道的（2）式将每种雏鸟生长过程划分为缓增期、快增期和渐增期3个生长期。（1）和（2）式的系数见表1和表2。

$$W_{(t)} = \frac{W}{1 + Ae^{-kt}} \tag{1}$$

式中：$W_{(t)}$是第 t 日龄的体重，W 和 k 分别为渐近体重和生长率，A 是常数。

$$T_1 = \ln\frac{2+\sqrt{3}}{A}\Big/k \quad T_2 = \ln\frac{2-\sqrt{3}}{A}\Big/k \qquad (2)$$

式中，T_1 和 T_2 是生长曲线（1）式的两个突变点。

1.4 数据分析

所有数据为多年的平均值。用方差分析检验巢形之间的差异；用逐步线性回归分析窝卵数、巢捕食、巢开放度对各生长期长度的影响。因为营巢类型、窝卵数和巢捕食三者之间是相互影响而又相互独立，所以分析某一因素与生长期长度的关系时，会受到其他因素的干扰。故在分析营巢类型、窝卵数和巢捕食与各生长期之间关系时，采用协方差分析，消除其他变量的影响。所有的检验都是双尾的。

2 结 果

高寒草甸 10 种雀形目雏鸟 3 个生长期各占雏期的比例，3 个生长期的体重积累各占离巢时体重的比例见图 1。

由图 1 可以看出，3 个生长期占雏期的比例大小因营巢类型而异，GOB 类群（黄嘴朱顶雀、朱鹀、黄头鹡鸰、角百灵、鸲岩鹨和小云雀）的快增

表 1 高寒草甸 10 种雀形目鸟类的窝卵数、雏期、生长率和每天的巢捕食率

Tab. 1 Summary of clutch size, duration of the nestling period, rate of growth, and percentage of nests lost to predators per day of ten species passerine birds in alpine meadow

种类 Species	窝卵数 Clutch size[1] (eggs per nest)	雏期 Nestling period[1] (d)	生长率 Growth rate[2]	巢捕食 Predators per day[1]
白腰雪雀 *Montifringilla ruficollis*	4.08	17.25 ± 0.87	0.46 ± 0.03	0.0086
褐背拟地鸦 *Pseudopodoces humilis*	5.86	24.33 ± 0.78	0.34 ± 0.02	0.0082
棕颈雪雀 *Montifringilla ruficollis*	4.14	20.50 ± 0.71	0.33 ± 0.01	0.0084
赭红尾鸲 *Phoenicurus ochruros*	4.52	17.25 ± 0.87	0.46 ± 0.05	0.0313
黄嘴朱顶雀 *Acanthis flavirostris*	4.50	14.00 ± 0.87	0.45 ± 0.06	0.0486
朱鹀 *Urocynchramus pylzowi*	3.66	12.29 ± 0.49	0.40 ± 0.06	0.0447
黄头鹡鸰 *Motacilla citreola*	4.30	11.33 ± 0.07	0.52 ± 0.03	0.0424
角百灵 *Eremophila alpestris*	2.36	11.31 ± 0.26	0.53 ± 0.05	0.0598
鸲岩鹨 *Prunella rubeculoides*	3.16	11.89 ± 0.33	0.49 ± 0.05	0.0323
小云雀 *Alauda gulgula*	2.77	8.75 ± 0.75	0.55 ± 0.06	0.0746

[1]引自 Zhang et al, 2000 (From Zhang et al, 2000)；[2]出自本文 (From this paper).

表 2 方程 1 和 2 的系数

Tab. 2 Coefficients of equation 1 and 2

种类 Species	W	A	T_1	T_2
白腰雪雀 *Montifringilla ruficollis*	32.31 ± 1.96	2.68 ± 0.16	3.04 ± 0.34	8.95 ± 0.60
褐背拟地鸦 *Pseudopodoces humilis*	36.55 ± 2.29	3.01 ± 0.11	5.02 ± 0.30	12.87 ± 0.56
棕颈雪雀 *Montifringilla ruficollis*	26.88 ± 0.20	2.97 ± 0.01	5.01 ± 0.26	13.00 ± 0.60
赭红尾鸲 *Phoenicurus ochruros*	19.33 ± 1.65	2.75 ± 0.17	3.10 ± 0.36	8.84 ± 0.77
黄嘴朱顶雀 *Acanthis flavirostris*	12.53 ± 0.59	2.79 ± 0.06	3.23 ± 0.14	8.99 ± 0.32
朱鹀 *Urocynchramus pylzowi*	19.83 ± 1.52	2.68 ± 0.16	3.46 ± 0.26	10.28 ± 1.38
黄头鹡鸰 *Motacilla citreola*	21.77 ± 2.36	2.88 ± 0.18	3.03 ± 0.31	8.15 ± 0.47
角百灵 *Eremophila alpestris*	27.26 ± 2.41	2.84 ± 0.24	2.89 ± 0.29	7.95 ± 0.59
鸲岩鹨 *Prunella rubeculoides*	22.42 ± 1.83	2.70 ± 0.25	2.79 ± 0.41	8.16 ± 0.61
小云雀 *Alauda gulgula*	24.71 ± 3.71	2.69 ± 0.34	2.47 ± 0.47	7.29 ± 0.71

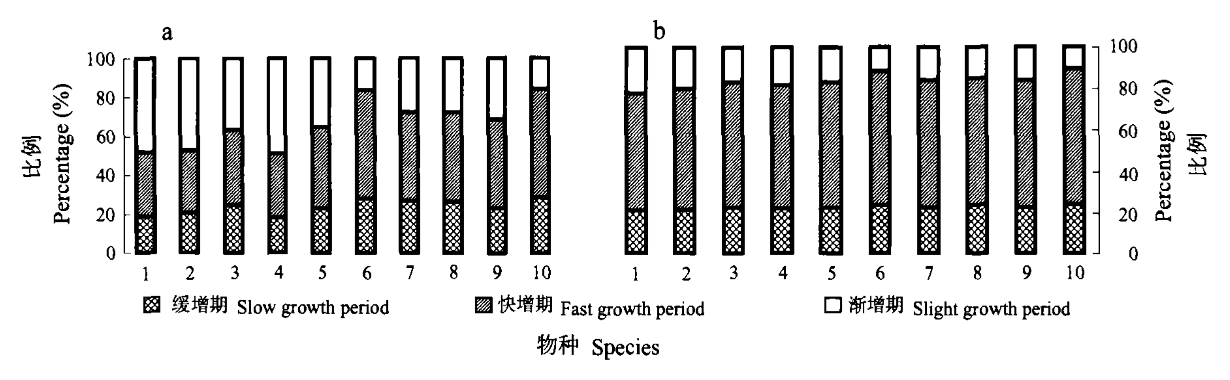


图1 10种雀形目雏鸟各生长期占雏期的比例 (a) 和各生长期的体重积累占离巢时体重的比例 (b)

Fig. 1 Percentage of each growth period in nestling period (a) and percentage of accumulated weight of each growth period in fledging mass (b) in ten species passerines, for slow growth period (crosshatched bars), fast growth period (hatched bars), and slight growth period (open bars)

1. 白腰雪雀 (*Montifringilla ruficollis*); 2. 褐背拟地鸦 (*Pseudopodoces humilis*); 3. 棕颈雪雀 (*Montifrigilla ruficollis*); 4. 赭红尾鸲 (*Phoenicurus ochruros*); 5. 黄嘴朱顶雀 (*Acanthis flavirostris*); 6. 朱鹀 (*Urocynchramus pylzowi*); 7. 黄头鹡鸰 (*Motacilla citreola*); 8. 角百灵 (*Eremophila alpestris*); 9. 鸲岩鹨 (*Prunella rubeculoide*); 10. 小云雀 (*Alauda gulgula*)。

表3 两种营巢类型雏鸟各生长期占雏期的比例及其体重积累占离巢时体重的比例

Tab. 3 Percentage of each growth period in nestling period and percentage of accumulated weight of each growth period in fledging mass in two nest types (Mean ± *SE*)

营巢类型 Nest type	所占比例 Percentage (%)	生长期 Growth period		
		缓增期 Slow growth period	快增期 Fast growth period	渐增期 Slight growth period
开放或半开放 GOB	占雏期比例 Percentage of growth period	26.19±4.71	47.71±7.61	26.09±10.71
	占离巢时体重 Percentage of weight	23.14±0.02	63.60±0.03	14.48±0.04
全封闭穴居 HCB	占雏期 Percentage of growth period	19.29±2.39	33.77±3.05	46.94±4.29
	占离巢时体重 Percentage of weight	21.46±0.01	58.63±0.02	19.91±0.04
Total	占雏期 Percentage of growth period	23.85±5.21	42.97±9.22	33.18±13.41
	占离巢时体重 Percentage of weight	22.58±0.02	61.25±0.03	16.33±0.04

GOB: Groud or shrub, open or semi-open and semi-closing nesting birds; HCB: Hole nesting birds.

期>渐增期>缓增期；HCB类群（白腰雪雀、褐背拟地鸦、棕颈雪雀和赭红尾鸲）渐增期>快增期>缓增期。3个生长期的体重积累占离巢时体重的比例也因巢型不同而有显著差异：快增期和缓增期GOB类群显著高于HCB类群（表3，快增期：Kruskal Wallis $H=6.55$，$df=1$，$P<0.05$；缓增期：Kruskal Wallis $H=6.55$，$df=1$，$P<0.05$），而渐增期GOB类群低于HCB类群（表3，Kruskal Wallis $H=5.50$，$df=1$，$P<0.05$）。

比较两类巢型3个生长期所占比例，渐增期有极显著差异（$F_{9,102}=34.969$，$P<0.01$）。在HCB类群中，渐增期显著高于快增期（$t=-2.353$，$df=44$，$P<0.05$），但是该期的体重积累显著低于快增期（$t=23.874$，$df=44$，$P<0.01$）。如白腰雪雀、褐背拟地鸦和棕颈雪雀。

从表4可以看出，营巢类型和巢捕食显著影响各生长期占雏期的比例和体重积累占离巢时体重的比例。窝卵数显著影响缓增期的体重积累比例，但不影响快增期和渐增期的体重积累比例；窝卵数影响快增期和渐增期长度，而不影响缓增期长度。快增期随着巢捕食压力的增加而增加（$r=0.600$，$P<0.05$），而与窝卵数存在显著负相关（$r=0.551$，$P<0.05$）。

生长率k与快增期生长率之间存在显著正相关（$r_p=0.206$，$t=2.095$，$P<0.05$），并且标准回归系数较高（beta=0.324）；虽然与渐增期生长率显著相关（$r_p=-0.24$，$t=-0.241$，$P<0.05$），但beta=-0.037；而与缓增期生长率的相关性未达显著水平（$r_p=0.182$，$t=1.839$，$P>0.05$），且beta=0.191。

所有高寒草甸雀形目雏鸟快增期体重积累与渐增期生长率之间无显著相关（$R^2=0.03$，$F_{1,101}=3.48$，$P>0.05$），并且beta=0.183；但与渐增期长度之间存在显著相关($R^2=0.154$，$F_{1,101}=18.42$，

表 4　营巢类型、窝卵数和巢捕食与各生长期之间协方差分析结果

Tab. 4　Analysis of covariance using a regression approach of growth characteristic and nest type, clutchsize, predation

	独立变量 Dependent variable (%)	协变量 Covariate 营巢类型 Nest type (n = 10)		窝卵数 Clutch size (n = 10)		巢捕食 Predation (n = 10)	
		F	P	F	P	F	P
缓增期 Slow growth period	占雏期比例 Percentage of growth period	11.69	0.009	3.79	0.09	7.23	0.03
	占离巢时体重比例 Percentage of weight	15.89	0.004	7.64	0.03	43.54	0.00
快增期 Fast growth period	占雏期比例 Percentage of growth period	17.97	0.003	6.75	0.03	12.88	0.01
	占离巢体重比例 Percentage of weight	14.61	0.005	4.61	0.06	30.10	0.00
渐增期 Slight growth period	占雏期比例 Percentage of growth period	16.62	0.004	6.55	0.03	10.96	0.01
	占离巢体重比例 Percentage of weight	7.83	0.023	5.11	0.06	13.17	0.01

表 5　快增期体重积累量与渐增期生长率和长度之间标准回归系数

Tab. 5　Standardized correlations (beta) of the growth rate and the number of slight growth period with the accumulated weight of fast growth period

种名 Species	变量 Variable	n	Beta	F	P
角百灵 *Eremophila alpestris*	生长率 Growth rate (g/d)	18	-0.149	0.387	0.542
	生长期 Growth period (d)	18	0.355	2.453	0.136
小云雀 *Alauda arvensis*	生长率 Growth rate (g/d)	11	0.553	4.404	0.062
	生长期 Growth period (d)	11	-0.867	30.19	0.00
鸲岩鹨 *Prunella rubeculoides*	生长率 Growth rate (g/d)	8	0.320	0.799	0.401
	生长期 Growth period (d)	8	-0.167	0.202	0.667
黄嘴朱顶雀 *Acanthis flavirostris*	生长率 Growth rate (g/d)	8	0.288	0.632	0.453
	生长期 Growth period (d)	8	-0.598	6.903	0.047
赭红尾鸲 *Phoenicurus ochruros*	生长率 Growth rate (g/d)	11	0.424	2.193	0.169
	生长期 Growth period (d)	11	-0.076	0.059	0.814
白腰雪雀 *Montifringilla ruficollis*	生长率 Growth rate (g/d)	8	0.367	1.088	0.332
	生长期 Growth period (d)	8	-0.770	10.23	0.015
褐背拟地鸦 *Pseudopodoces humilis*	生长率 Growth rate (g/d)	11	0.017	0.03	0.958
	生长期 Growth period (d)	11	-0.559	4.534	0.059

$P<0.001$), beta = -0.393。除角百灵外，其余种的快增期体重积累与渐增期生长率之间的标准回归系数都为正，与长度之间标准回归系数都是负（表5）。因此，不论是单个种，还是所有种，快增期体重积累与渐增期生长率和渐增期长度之间的规律是一致的。

3 讨　论

3.1 巢捕食与生长期的关系

雏鸟在生长发育过程中可能会遇到各种内外因素的影响，内在因素主要有成鸟提供食物的能力、同胞之间的竞争；外在因素主要是巢捕食。巢捕食又与巢环境有着一定的必然联系，即巢邻近地域的植被结构特征影响巢被捕食的概率（Martin & Roper, 1988; Clark & Shutler, 1999）。为了降低巢捕食的概率，不同的鸟采取的应对措施不同。如晚成鸟雏鸟选择快速生长的进化模式，减少了卵和雏鸟暴露于捕食者的时间及被捕食风险。这可以从洞穴巢和开放巢的雏鸟，其生长速度也不同的研究结果（Deng & Zhang, 1990, 1994）；以及对不同捕食风险的近缘物种的研究结果加以证实（Deng & Zhang, 1990, 1994）。另外，对快速生长也有其他的解释，例如，是对繁殖季节短的适应（Zhang & Deng 1991）。但无论如何，本文的结果是这种模式的最好解释。巢捕食和营巢类型显著影响各生长期占雏期比例和各生长期的体重积累占离巢时体重的比例。即：高寒草甸10种常见的雀形目鸟类对巢捕食和营巢类型的响应主要表现在渐增期的长度不同，巢捕食概率较低的种类（如褐背拟地鸦、白腰雪雀等）具有较长的渐增期，较高的种类（如角百

灵、小云雀）具有较短的渐增期；巢较安全的种类渐增期体重积累占离巢时体重的比例较高。因此，巢较安全的种类，通过延长渐增期、增加体重来保障繁殖成功；而巢威胁较大的种类，则缩短渐增期、减少在巢的时间和巢捕食的机会来保障繁殖成功率。同时说明，由于巢捕食的影响，在雏鸟生长过程中的渐增期是一个可塑的阶段。

3.2 窝卵数与生长期的关系

在鸟类生活史中，窝卵数代表了亲代现在和将来的繁殖数据的折中和子代“质”与“量”的折中，决定着亲代现在和将来的繁殖价（Zhang et al, 2003）。我们认为窝卵数对子代的直接影响主要体现在对新生雏大小的影响，而非对雏鸟后期大小的影响。因为雏鸟刚破壳后的几天之内的物质代谢主要依靠卵内贮存的营养物质，其贮存量又受窝卵数大小的影响；而雏鸟后期发育所需要的能量主要依靠亲代投资，亲代饲喂能力大小决定着雏鸟后期大小。这一推测也从本文结果得以证实。在高寒草甸雀形目鸟类中，窝卵数影响缓增期的体重积累比例，而不影响快增期和渐增期的；不影响缓增期长度，但是影响快增期和渐增期长度。这一结果与Zhao（2002）和Zhang et al（2003）的结果相一致，即窝雏数大小影响雏期长度：窝卵数大的鸟类，雏期较长；反之较短。总之，窝卵数影响雏鸟的初期大小及雏鸟后期发育的长度。

3.3 补偿性生长

雏鸟根据食物条件（如食物丰富度和质量）来调整生长率或者调整达到发育结束的时间，其发育过程是可塑的（Smith-Gill, 1983; Schew & Ricklefs, 1998）。根据这一点，Bohman（1955）提出了补偿性生长假说，即在生长前期由于环境波动引起食物资源匮乏而导致后期有一个加速生长的阶段。补偿性生长主要指蛋白质、矿物质和水的增加（Maynard et al, 1979）。从补偿性假说可以看出，生长前期的体重积累与后期的生长率存在着一定的负相关，也就是说：较小生长前期体重积累比例将导致后期一个较高的生长率。迄今为止，补偿性生长还没有在晚成鸟雏鸟的生长中得到证实。Sckew & Ricklefs（1998）认为在鸟类中是否发生补偿性生长主要取决于在一定条件下，雏鸟的生长率是怎样变化的。然而，已报道的文献显示，晚成鸟雏鸟的生长和发育是一个变化较小、相对稳定和固定的阶段（Lack & Lack, 1951; Ricklefs, 1979; Bryant, 1978; Emlen et al, 1991）。尽管本研究未对雏鸟发育进行探讨，但是分析高寒草甸10种雀形目鸟类雏鸟快增期的体重积累与渐增期的生长率的关系后发现，前期的体重积累与后期的生长率不相关，而与后期的生长期长度存在一定的负相关。从而说明，高寒草甸10种雀形目鸟类雏鸟前期的食物条件不影响后期的生长率，而是影响后期的生长期长度；也进一步证明，晚成鸟雏鸟的发育是相对固定的，不存在补偿性生长。

Konarzewski et al（1996）和Lepczyk & Karsov（2000）分别以歌鸠（*Turdus philomelos*）和家麻雀（*Passer domesticus*）为研究对象，通过对前期的食物限制处理试验来验证补偿性生长假说，其结论是在食物匮乏的条件下，这两个物种具有较低生长率和较长的雏鸟生长期，不支持该假说。本文通过对前期的体重积累与后期的生长率之间的相关分析，得到的结论与上述一致，但研究方法不同。

参考文献：

Bohman VR. 1955. Compensatory growth of beef cattle: The effect of hay maturity [J]. *Journal of Animal Science*, **14** (2): 249-255.

Bosque C, Bosque MT. 1995. Nest predation as a selection factor in the evolution of developmental rates in altricial birds [J]. *American Naturalist*, **145** (2): 234-260.

Bryant DM. 1978. Environmental influences on growth and survival of nestling house matins *Delickon urbica* [J]. *Ibis*, **120** (2): 271-283.

Clark RG, Shutler D. 1999. Avian habitat selection: Pattern from process in nest-site use by ducks [J]. *Ecology*, **80** (2): 272-287.

Deng HL, Zhang XA. 1990. Studies of nestling growth of 3 lark species in alpine meadow [J]. *Acta Biologica Plateau Sinica*, **9**: 85-97. [邓合黎，张晓爱. 1990. 高寒草甸3种百灵科雏鸟生长的研究. 高原生物学集刊, **9**: 85-97.]

Deng HL, Zhang XA. 1994. A comparative study on nestling growth of 4 species of passerines in alpine meadow [J]. *Acta Biologica Plateau Sinica*, **12**: 155-160. [邓合黎，张晓爱. 1994. 高寒草甸四种雀形目鸟类生长的比较研究. 高原生物学集刊, **12**: 155-160.]

Drent RH, Daan S. 1980. The prudent parent, energetic adjustment in avian breeding [J]. *Ardea*, **68** (1): 225-252.

Emlen ST, Wrege PH, Demong NJ, Hegner RE. 1991. Flexible growth rates in nestling white-fronted bee-eaters: A possible adaption to short-term food shortage [J]. *Condor*, **93** (3): 591-597.

Konarzewski M, Kowalczyk J, Swierubska T, Lewonczuk B. 1996. effect of short-term feed restriction, realimentation and overfeeding on growth of Song thrush *Turdus philonelos* nestling [J]. *Functional Ecology*, **10** (1): 97-108.

Lack D. 1968. Ecological Adaptations for Breeding in Birds [M]. London: Mehuen.

Lack D, Lack E. 1951. The breeding biology of the swift *Apus apus* [J]. *Ibis*, **93** (3): 501-546.

Lepczyk CA, Karasov WH. 2000. Effect of ephemeral food restriction on growth of house sparrows [J]. *The Auk*, **117** (1): 164-174.

Martin TE, Roper JJ. 1988. Nest predation and nest site selection of a western population of the hermit thrush [J]. *Condor*, **90** (1): 51-57.

Ricklefs RE. 1969. Preliminary models for growth rates in altricial birds [J]. *Ecology*, **50** (10): 1031-1039.

Ricklefs RE. 1979. Adaption, constraint, and compromise in avian postnatal development [J]. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **54** (2): 269-290.

Schew WA, Ricklefs RE. 1998. Developmental plasticity [A]. In: Starck JM, Ricklefs RE. Avian Growth and Development: Evolution within the Altricial-precocial Spectrum [M]. Oxford: Oxford University Press. 288-304.

Scott ML. 1973. Nutrition in reproduction: Direct effect and predictive functions [A]. In: Farner JR. Breeding Biology of Birds [M]. Washington, District of Columbia: Natioal Academy of Sciences. 46-48.

Smith-Gill SJ. 1983. Developmental plasticity: Developmental conversion versus phenotypic modulation [J]. *American Zoologist*, **23** (1): 47-55.

Zhang XA, Deng HL. 1991. Paimary analysis of clutch size and breeding strategy for passerine birds in alpine meadow [J]. *Alpine Meadow Ecosystem*, **3**: 189-197. [张晓爱，邓合黎. 1991. 高寒草甸雀形目鸟类的窝卵数及繁殖对策的初步分析. 高寒草甸生态系统, **3**: 189-197.]

Zhang XA, Zhao L, Liu ZH. 2000. Breeding productivity of passerine birds in alpine meadow in northern Qinhai [J]. *Acta Zoologica Sinica*, **46** (3): 265-270. [张晓爱，赵 亮，刘泽华. 2000. 青海省海北地区高寒草甸雀形目鸟类的繁殖生产力. 动物学报, **46** (3): 265-270.]

Zhang XA, Zhao L, Liu ZH, Yi XF. 2003. Manipulating brood size experiments of two species passerine birds: Testing Lack's hypothesis [J]. *Acta Ecologica Sinica*, **23** (4): 657-664. [张晓爱，赵 亮，刘泽华，易现峰. 2003. 两种雀形目鸟类的窝雏数处理实验：检验Lack假说. 生态学报, **23** (4): 657-664.]

Zhao L. 2002 Reanalysis of growth phases in passerines nestling [J]. *Acta Biologica Plateau Sinica*, **14**: 129-134. [赵 亮. 2002. 雀形目雏鸟生长阶段的再分析. 高原生物学集刊, **14**: 129 134.]

Zhao L, Zhang XA. 2004. Nest-site selection and competition coexistence of horned lark and small skylark [J]. *Zool. Res.*, **25** (3): 198-204. [赵 亮，张晓爱. 2004. 角百灵和小云雀的巢址选择与竞争共存. 动物学研究, **25** (3): 198-204.]

Zhao L, Li LX, Zhang XA. 2002a. Effect of hatching behavior on offspring quality in the two species passerines [J]. *Zool. Res.*, **23** (1): 25-30. [赵 亮，李来兴，张晓爱. 2002a. 两种雀形目鸟类孵化行为对子代质量的影响. 动物学研究, **23** (1): 25-30.]

Zhao L, Zhang XA, Li MC. 2002b. Effects on nestling growth by brood manipulation in two passerine birds [J]. *Chinese Journal of Zoology*, **37** (3): 6-8. [赵 亮，张晓爱，李明才. 2002b. 窝雏数处理对两种雀形目幼鸟生长的影响. 动物学杂志, **37** (3): 6-7.]

Zhao L, Zhang XA, Li LX. 2002c. Incubating behavior of the horned lark and small skylark [J]. *Acta Zoologica Sinica*, **48** (5): 695-699. [赵 亮，张晓爱，李来兴. 2002. 角百灵和小云雀孵化行为. 动物学报, **48** (5): 685-699.]

Zhao L, Liu ZH, Zhang XA, Yi XF, Li MC. 2003. Feeding nestling in twite *Acanthis flavirostris* in the haibei alpine meadow, Qinhai [J]. *Zool. Res.*, **24** (2): 137-139. [赵 亮，刘泽华，张晓爱，易现峰，李明才. 2003. 青海海北高寒草甸地区的黄嘴朱顶雀的亲鸟递食率. 动物学研究, **24** (2): 137-139.]